Vestnik zoologii, **39**(5): 37—47, 2005

УДК 594.38

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ CLAUSILIIDAE (GASTROPODA, PULMONATA) ПОД ВЛИЯНИЕМ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ

А. А. Байдашников

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Получено 4 августа 2004

Внутривидовая изменчивость у некоторых видов Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) под влиянием условий обитания. Байдашников А. А. – Анализируется влияние биотопического (спектра основных биотопов) и территориального (распространение разных лесов по территории Украины) факторов на изменчивость количества оборотов, высоты раковины, величины высота/ширина раковины и количества ребер в 1 мм предпоследнего оборота у самых распространенных на территории Украины и части Молдовы видов Clausiliidae – *Cochlodina orthostoma* (Menke, 1830), *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803), *Ruthenica filograna* (Rossmässler, 1836), *Macrogastra latestriata* (A. Schmidt, 1857), *Laciniaria plicata* (Draparnaud, 1801) и *Bulgarica cana* (Held, 1836).

Ключевые слова: Clausiliidae, внутривидовая изменчивость, параметры раковины.

The Intraspecific Variability of the Some Species of Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) under Influence of Habitat Conditions. Baidashnikov A. A. – The species of Clausiliidae (*Cochlodina orthostoma* (Menke, 1830), *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803), *Ruthenica filograna* (Rossmässler, 1836), *Macrogastra latestriata* (A. Schmidt, 1857), *Laciniaria plicata* (Draparnaud, 1801), *Bulgarica cana* (Held, 1836) are most widespread in Ukraine and a part of Moldova. The variability of shell parameters (the whorl number of shell, the shell height, the index of shell height/shell width, the rib number per 1 mm of the next to last whorl) was discussed. The variability of the parameters under influence of the biotopic factor (spectrum of main biotopes) and territorial factor (distribution of different forests on territory of Ukraine) are analyzed.

Key words: Clausiliidae, intraspecific variability, shell parameters.

Введение

Изменчивость, описанная по качественным признакам, поверхностно характеризует внутривидовые морфы Clausiliidae, которые оказываются лишь изредка достаточно выраженными подвидами (Лихарев, 1962; Nordsieck, 1979 и др.). Однако отличие морф, недостаточное по качественным признакам, восполняет биометрический анализ. Внутривидовая изменчивость объясняется влиянием климата (Лихарев, 1962). Вместе с тем факторы, влияющие на изменчивость, не ограничиваются климатом. Так, некоторые внутривидовые морфы Clausiliidae отличаются в отдельных биотопах не меньше, чем в регионах с разным климатом. Однако влияние биотопических особенностей на изменчивость изучено недостаточно. Поэтому в данной работе анализируется влияние обоих факторов на вариабельность самых распространенных видов Clausiliidae в комплексах наземных моллюсков из разных лесов на территории Украины и части Молдовы (заповедник Кодры).

Материал и методы

Материал, собранный автором (1985—1992 гг.), представлен такими видами, как *Cochlodina orthostoma*, *C. laminata*, *Ruthenica filograna*, *Macrogastra latestriata*, *Laciniaria plicata* и *Bulgarica cana*. Пункты сбора материала отмечены на рисунке 1, а количество промеренных особей каждого вида (N) – на рисунках 2—4. Изменчивость рассматриваемых видов анализируется по 4 параметрам раковины (рис. 2—4). Среди них высота отражает варьирование размера раковины, а величина высота/ширина – ее формы. Большая величина этого отношения отражает более узковеретеновидную

форму раковины, меньшая – более широковеретеновидную. Промеры числа оборотов, высоты и ширины раковины являются общепринятыми (Лихарев, 1962). Изменчивость остракальных ребер, образующих радиальную скульптуру на поверхности каждого оборота (кроме 2,0—2,5 самых верхних оборотов), невозможно проанализировать вдоль всей раковины у множества особей. Анализ их изменчивости упрощается путем промера количества ребер в единице линейной величины предпоследнего оборота (Nordsieck, 1993). Ребра на раковине *C. orthostoma* изменяются от менее развитых по сравнению с другими видами до редуцированных с образованием на промежуточной стадии редукции слабо выраженных морщин, количество которых невозможно подсчитать. Поэтому изменчивость ребер не анализируется у *C. orthostoma*, как и у родственного вида *C. laminata*, лишенного ребер. Отмеченные 4 параметра не исчерпывают комплекс варьирующих признаков раковины, но отражают основные черты внутривидовых морф.

Промеры раковины обработаны дисперсионным и корреляционным анализом в компьютерной программе Statistica. Результаты анализа в случае высота/ширина получены на основании логарифмированной величины этого отношения (но диаграммы на рисунках 2—4 построены нелогарифмированной величиной высота/ширина). Результаты дисперсионного анализа (рис. 2—4) представлены критерием Фишера (F) и уровнем значимости (p), показывающими влияние биотопического (B) и территориального (T) факторов на изменчивость параметров раковины. Градации первого из них (B) опираются на обнаружения рассматриваемых видов в биотопах, общих для всех рассматриваемых видов и известных только у некоторых из них, а второго (T) – на обнаружения тех же видов в субформациях широколиственных лесов, доминантных на территории разных регионов Украины (рис. 2—4)[1].

Результаты и обсуждение

Результаты дисперсионного анализа показывают достоверное влияние обоих факторов на параметры раковины рассматриваемых видов (рис. 2—4). Градации биотопического фактора отражают основной спектр биотопов этих видов с разным рельефом местности, нередко связанным с растительным покровом. Так, растительность изменяется от безлесной к лесной по мере накопления почвы между монолитными скальными породами. Скальный рельеф образуют только твердые интрузивные и осадочные породы (гранит, известняк и др.), которые возвышаются в зависимости от степени тектонических процессов в отдельной местности некоторых регионов Украины. Более мягкие и рыхлые породы, быстро разрушаясь на поверхности, образуют сглаженный рельеф, например, как флиш на большей части Украинских Карпат (Шнюков и др., 1986). Поскольку сглаженный рельеф по сравнению со скальным является более благоприятным для произрастания лесов, Восточные Карпаты не случайно имеют второе название – Лесистые Карпаты. В свою очередь, леса составляют единственные местообитания рассматриваемых видов (или основные для некоторых из них), вследствие особенного строения раковины Clausiliidae (Байдашников, 2003). Однако рассматриваемые виды распространены лишь в широколиственных и смешанных лесах, особенности обитания в которых по сравнению с темно- и светло-хвойными являются более пригодными для обитания наземних моллюсков (Байдашников, 1985; 1992). Поэтому градации территориального фактора опираются на обнаружения рассматриваемых видов в широколиственных и широколиственно-хвойных субформациях, доминантных на территории разных регионов Украины (рис. 2—4). Флористический состав и условия произрастания лесов обусловливаются эдафическими особенностями и региональным климатом (Андриенко и др., 1985). Эдафические особенности, способствующие произрастанию сосновых лесов, связаны с недостаточной влажностью (особенно песчаная и супесчаная почва) и хвойной подстилкой, неблагоприятной для обитания наземных мол-

[1] Рассматриваемые виды распространены также в лесах на территории, сопредельной для названных регионов в градациях территориального фактора (рис. 2—4). Однако количество особей из сопредельной территории было недостаточным для дополнительной градации в построенных дисперсионных комплексах (эти особи здесь не рассматриваются).

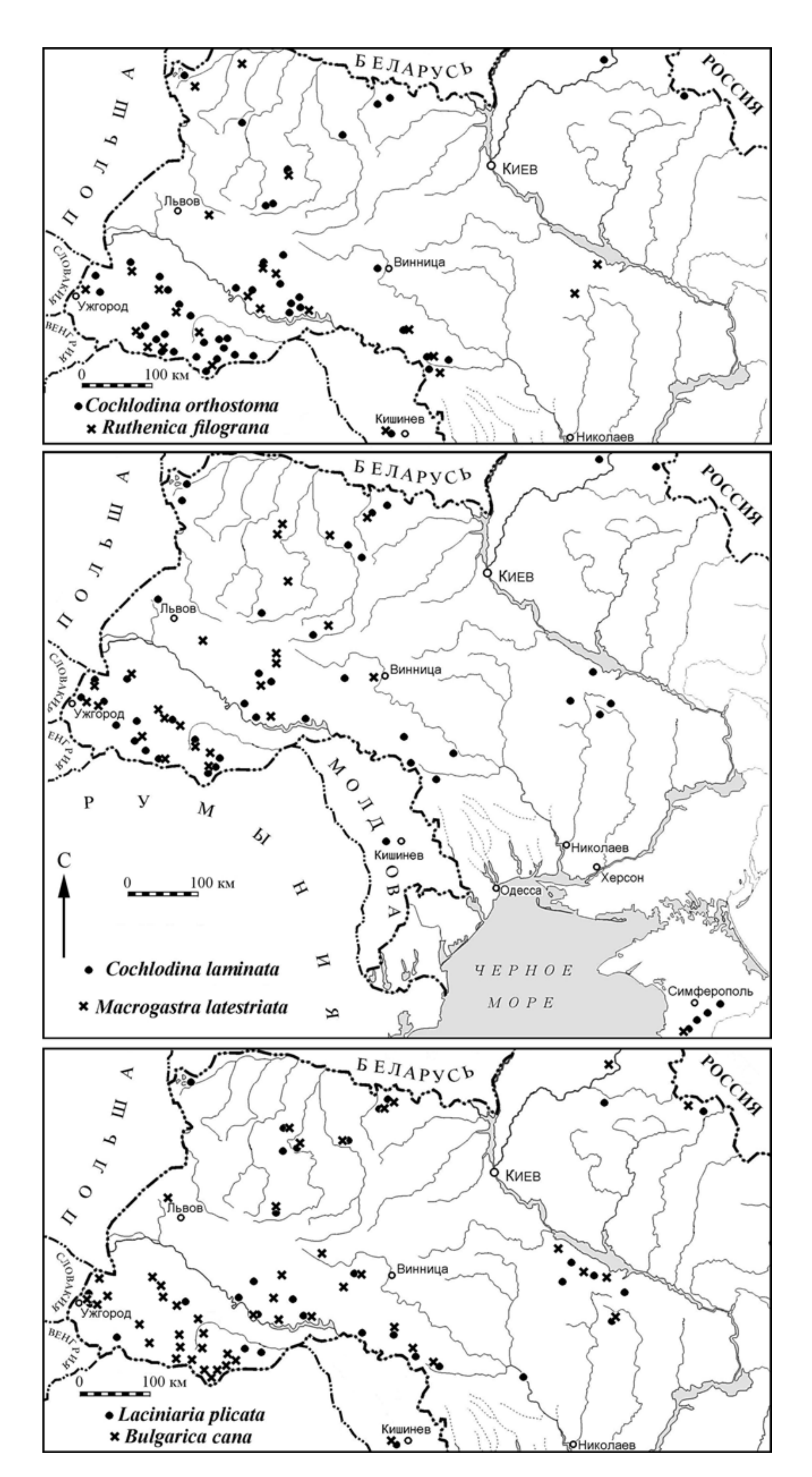


Рис. 1. Пункты видовых обнаружений.

Fig. 1. The puncts of the species detections.

люсков (Байдашников, 1985; 1992). Поэтому территориальный фактор параллельно влияет с биотопическим фактором на параметры раковины.

Максимальная величина параметров раковины у рассматриваемых видов наблюдается в скальных биотопах леса, а минимальная — в нескальных (рис. 2—4). Многооборотная раковина Clausiliidae с хорошо выраженной веретеновидной формой является приспособленной к перемещению по вертикальным поверхностям и близким к таковым[2], но затрудняет движение клаузилиид по горизонтальным площадям (Лихарев, 1962; Байдашников, 2003). Такие поверхности встречаются на древесных стволах. Множество твердых субстратов с вертикальными и близкими к ним поверхностями[3] дополняет скальный рельеф. Поэтому скальные биотопы леса оказываются благоприятными для особей рассматриваемых видов с максимальным количеством оборотов и отношением высота/ширина (т. е. с самой узкой формой раковины), а горизонтальные площади или склоны со сглаженным рельефом не скальных биотопов леса — для особей с минимальной величиной тех же параметров. Высота раковины (т. е. размер раковины), вследствие ее значительной корреляции с двумя предыдущими параметрами у рассматриваемых видов ($r = 0{,}65$—$0{,}87$, $p < 0{,}05$), тоже является максимальной в скальных биотопах леса (рис. 2—4), но отличается минимальной величиной в скальном безлесье у части видов (рис. 2, *А*; 3, *А*; 4, *А*). Дело в том, что особи с минимальным размером раковины легко проникают в узкие полости среди камней, которые оказываются единственными убежищами от инсоляции и засухи среди скального безлесья. Форма раковины в последнем биотопе, как показывает меньшее отношение высота/ширина, является более широкой, чем в скальном биотопе леса (рис. 2, *А*; 4, *А*). Дело в том, что более широкая раковина, обусловливающая меньшую площадь внешней поверхности оборотов, представляет одну из адаптаций наземных моллюсков разных семейств к ксеротермным местообитаниям (Байдашников, 2003), к которым принадлежит также безлесье. Поэтому описанная изменчивость отражает внутривидовое приспособление к особенностям биотопов. Судя по максимально изменяющейся величине параметров в биотопическом спектре, виды с большим размером раковины более приспособлены к особенностям биотопов (рис. 4, *А*), чем с меньшим ее размером (рис. 2, *А*; 3, *А*).

Влияние территориального фактора на параметры раковины (рис. 2—4) согласуется с зависимостью распространения широколиственных субформаций от климата (Андриенко и др., 1985), отличающегося в разных регионах Украины (Бабиченко и др., 1984). Климатические параметры коррелируют с высотой раковины Clausiliidae (Szybiak, 1997), а высота — с количеством оборотов и отношением высота/ширина у рассматриваемых видов ($r = 0{,}65$—$0{,}87$; $p < 0{,}05$), что объясняет почти согласованное изменение этих трех параметров по градациям территориального фактора (рис. 2—4). Поскольку клаузилииды (как и другие наземные моллюски) являются максимально активными при умеренной температуре (около 17—20°С) и высокой влажности воздуха (более 90%), менее оптимальный климат для обитания обусловливает более короткий период активности, связанный с ростом количества оборотов и размера раковины (ее высоты)[4]. Поэтому величина этих параметров уменьшается (рис. 2—4) по мере убывания

[2] Под углом 70—110° с оптимальным 90°.

[3] Стенки нетвердых субстратов (например, глинистых обрывов) не пригодны для перемещения клаузилиид, вследствие отсутствия достаточного сцепления между телом и этими субстратами.

[4] Изменение формы раковины, отраженное величиной высота/ширина, зависит от количества оборотов ($r = 0{,}68$—$0{,}86$, $p < 0{,}05$).

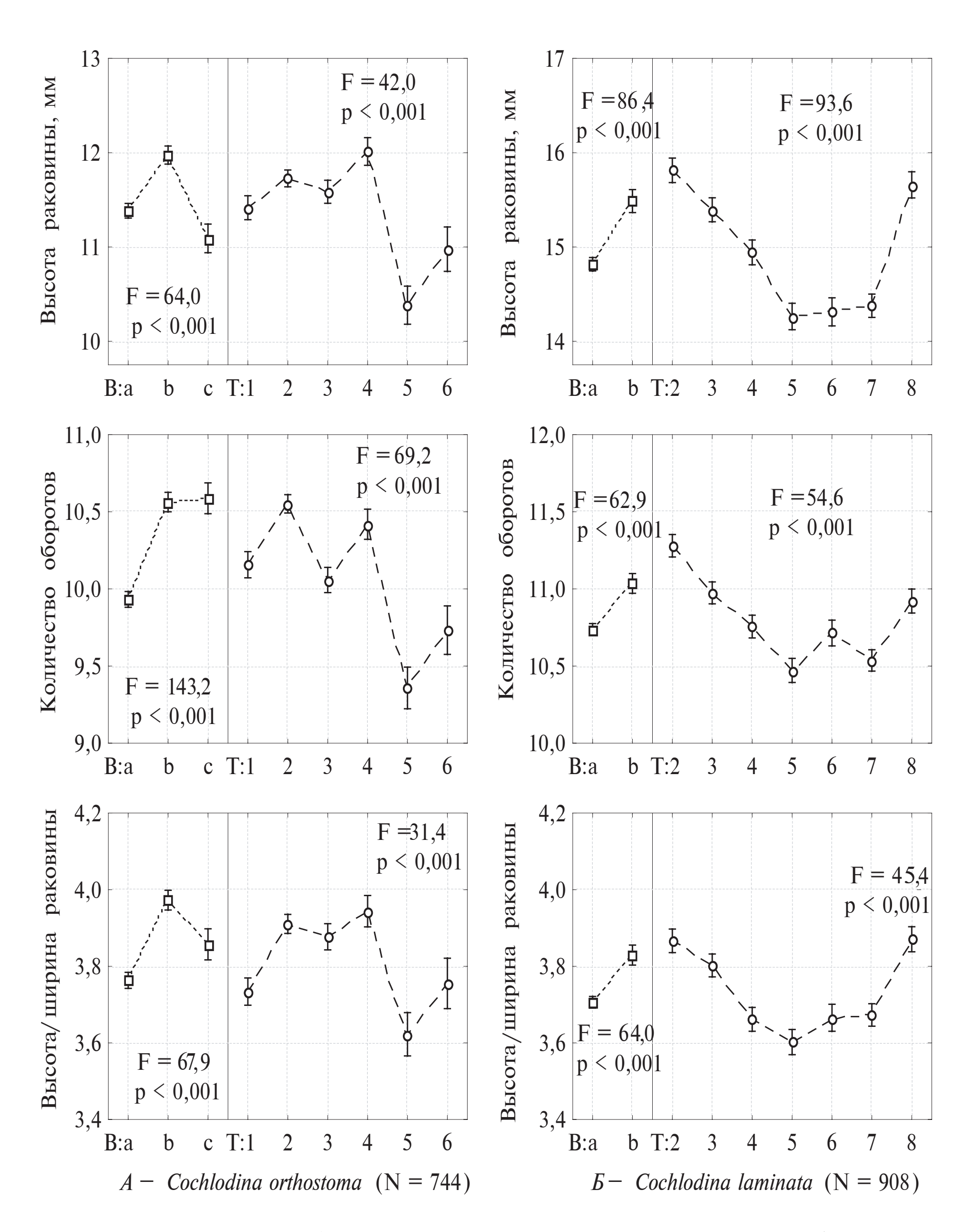


Рис. 2. Параметры раковины (-◇- средняя; ⌶ ±0,95 доверительный интервал) и результаты однофакторного дисперсионного анализа *C. orthostoma* и *C. laminata*. B – градации биотопического фактора: a – скал нет, лес; b – скалы есть, лес; c – скалы есть, безлесье. T – градации территориального фактора: 1 – широколиственно-еловые леса Карпат; 2 – буковые и пихтово-буковые леса Карпат; 3 – дубово-грабовые леса Полесья; 4 – грабово-дубовые леса в северо-западной части Подольской возвышенности; 5 – грабово-дубовые леса южной части Подолии; 6 – липово-грабово-дубовые леса Центральномолдавской возвышенности (заповедник Кодры); 7 – грабово-дубовые леса на Приднепровской возвышенности; 8 – грабово-буковые и буковые леса горного Крыма. F – критерий Фишера, p – уровень значимости.

Fig. 2. The shell parameters (-◇- mean; ⌶ ±0,95 confidential interval) and the results of one-way ANOVA of *Cochlodina orthostoma* and Cochlodina laminate. B – the gradations of biotope factor: a – the rocks absent, forest; b – the rocks present, forest; c – the rocks present, forest absent. T – the gradations of territorial factor: 1 – broad-leaved-spruce forests of the Carpathians; 2 – beech and abies-beech forests of the Carpathians; 3 – oak-hornbeam forests of Polesie; 4 – hornbeam-oak forests on northwest part of Podolian height; 5 – hornbeam-oak forests on southern part of the Podolian Height; 6 – lime-hornbeam-oak forests on Centremoldovian height; 7 – hornbeam-oak forests of the Prydnieprovian Height; 8 – hornbeam-beech and beech forests of the Crimea Mountains. F – criterion of Fisher, p – level of significance.

количества осадков и увеличения вероятности засухи в теплый период года по направлению от Карпат и Полесья к более южным и юго-восточным регионам Украины (Бабиченко и др., 1984). Количество осадков увеличивается с высотой

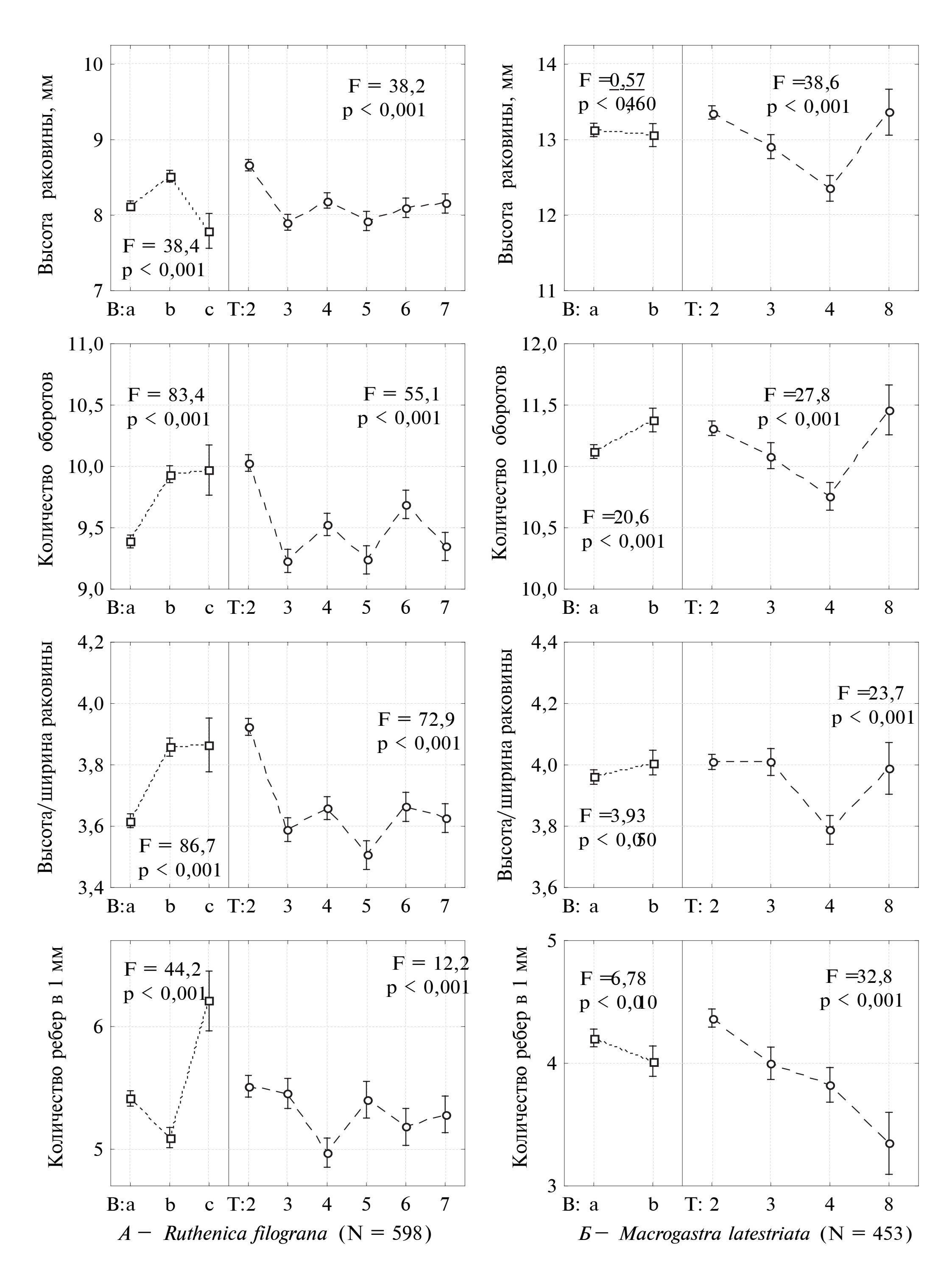


Рис. 3. Параметры раковины и изменчивость *R. filograna* и *M. latestriata*. Обозначения см. на рис. 2.
Fig. 3. The shell parameters and the variability of *R. filograna* and *M. latestriata*. The notations see on fig 2.

над уровнем моря горной местности, но при усилении ветра[5] и сокращении вегетационного периода (Бабиченко и др., 1984). Те же три параметра раковины имеют меньшую величину в широколиственно-еловых лесах (рис. 2, *А*; 4, *Б*), образующих вместе с ельниками верхний пояс лесов Карпат (Андриенко и др., 1985). Поэтому влияние территориального фактора на количество оборотов, высоту и величину высота/ширина раковины связано с распространением разных лесов, зависящим, в свою очередь, от вертикальной зональности в горной местности и региональных отличий климата на равнине, а иногда – от подобного климата. Так, близкая величина этих параметров раковины в Карпатах и горном Крыму у некоторых видов (рис. 2, *Б*; 3, *Б*) наблюдается в буковых лесах, произрастающих только при влажном климате (Вальтер, 1974). Такой климат отмечается не только в Карпатах (Бабиченко и др., 1984). Буковые леса произрастают преимущественно в верхней части северных склонов Крымских гор (Андриенко и др., 1985) и составляют главное местообитание этих видов (рис. 2, *Б*; 3, *Б*) для крымской части их ареала. Поэтому изменчивость параметров раковины, связанная с влиянием территориального фактора, отражает внутривидовые приспособления к региональным условиям лесов.

Один из рассматриваемых видов (*Bulgarica cana*) отличается максимальной величиной параметров раковины не в лесах Карпат, а в наиболее южном регионе – на Центральномолдавской возвышенности (в заповеднике Кодры) (рис. 4, *Б*). Максимальный размер раковины (т. е. ее высоты) согласуется здесь с тенденцией его увеличения в более ксеротермных местообитаниях (Байдашников, 2003), поскольку названная возвышенность располагается вблизи рубежа лесостепной и степной зоны, как и вблизи южного рубежа ареала *B. cana*. Количество оборотов, тоже максимальное в лесах этого региона (рис. 4, *Б*), связано со значительной его корреляцией с высотой раковины *B. cana* ($r = 0,87$). Логарифмированная величина высота/ширина раковины меньше коррелирует с предыдущими двумя параметрами ($r = 0,65$—$0,68$, $p < 0,05$). Величина этого отношения, минимальная на Центральномолдавской возвышенности, свидетельствует о более широкой форме раковины, чем в лесах остальных регионов (рис. 4, *Б*). Как отмечалось выше, более широкая раковина – одно из приспособлений к ксеротермным местообитаниям (Байдашников, 2003). Подобную адаптивную роль играет наиболее широкая веретеновидная форма в сочетании с максимальным размером раковины *B. cana* в лесах, расположенных вблизи южного рубежа ареала этого вида. Эту роль стимулирует то, что *B. cana* по сравнению с иными видами выше поднимается по стволам деревьев (см. далее). Поэтому параметры раковины изменяются под влиянием не только территориального фактора, но также видовых особенностей. Так, *R. filograna* обитает в скальном безлесье Карпат и отсутствует в этом биотопе других регионов, в отличие от *C. orthostoma* и *L. plicata*, обитающих также среди безлесных скал Подольской возвышенности. Однако *R. filograna* по сравнению с иными видами обладает минимальным размером раковины (ее высотой) (рис. 2, *А*; 3, *А*; 4, *А*), обусловленным приуроченностью к мелким субстратам (см. дальше). Размер раковины, увеличивающийся в более ксеротермных местообитаниях, также играет адаптивную роль (Байдашников, 2003), невозможную при малом размере раковины у вида *R. filograna*. Поскольку осадков выпадает больше в Карпатах (Бабиченко и др., 1984), скальное безлесье здесь является менее ксеро-

[5] Усиление ветра в горах дестабилизирует микроклимат местообитаний, сокращая время активности клаузилиид.

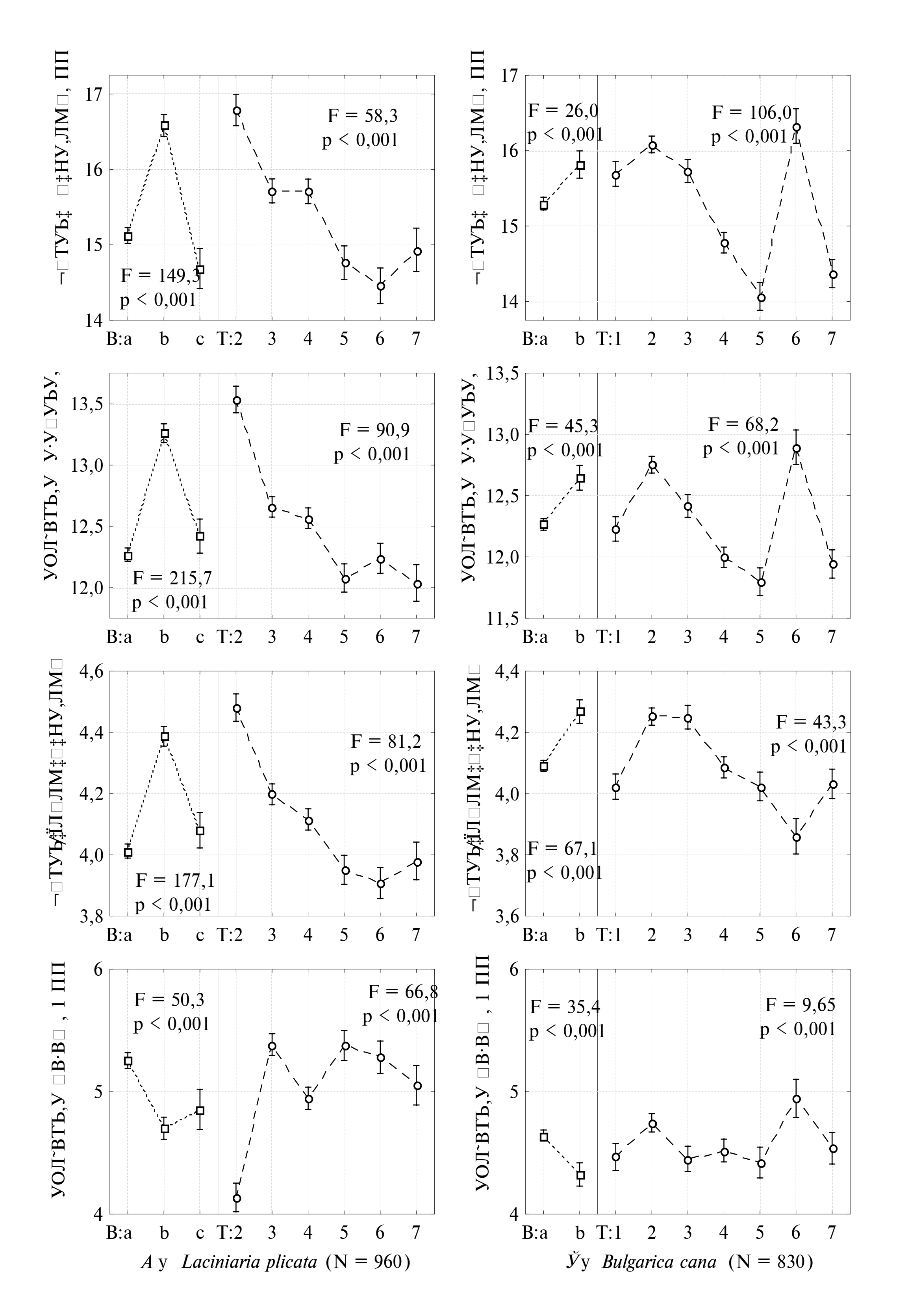


Рис. 4. Параметры раковины и изменчивость *L. plicata* и *B. cana*. Обозначения см. на рис. 2.
Fig. 4. The shell parameters and the variability of *L. plicata* and *B. cana*. The notations see on fig 2.

термным и, следовательно, более пригодным для обитания *R. filograna*, чем в других регионах[6].

Особое внимание уделяется остракальным ребрам, вследствие скупых сведений об их роли в прочности и пассивной терморегулиции раковины не только Clausiliidae, но и других наземных моллюсков (Увалиева, 1990; Kemperman, 1992). Чем сильнее развиты ребра (т. е. более высокие), тем реже они расположены в 1 мм. Как показывает отрицательная корреляция их количества с логарифмированной величиной высота/ширина и количеством оборотов ($r = (-0{,}11) - (-0{,}45)$; $p < 0{,}05$), количество ребер в 1 мм уменьшается (т. е. они реже распологаются) по мере изменяющегося строения раковины рассматриваемых видов (от более малооборотной и широкой к многооборотной и узкой). Эта корреляция согласуется с тем, что меньшее количество ребер в 1 мм наблюдается при большей величине других параметров в скальных биотопах леса, где раковина является именно более многооборотной и узкой, чем в нескальных биотопах (рис. 3—4). Поскольку реже расположенные и сильнее развитые ребра способны обеспечить большую прочность раковины, меньшее их количество в 1 мм связано с этой ролью, более вероятной в скальных биотопах лесов по сравнению с нескальными. Количество ребер на предпоследнем обороте раковины положительно коррелирует с количеством осадков (Szybiak, 1997). Поэтому чем больше влажность лесных местообитаний, тем чаще расположены ребра. Однако при этом они слабее развиты и соответственно меньше их роль в пассивной терморегуляции раковины. Терморегулирующий эффект создает большая площадь испарения у ребристой поверхности раковины, чем у неребристой[7]. Пассивная терморегуляция с помощью ребер может предотвращать быстрый нагрев поверхности раковины под тенью лесов, не исключая медленный ее нагрев. Биотопический и территориальный фактор достоверно влияет на количество ребер в 1 мм (рис. 3—4). Однако их влияние можно объяснить одновременной ролью ребер в прочности и пассивной терморегулиции раковины. Так, сильнее развитые и реже расположенные ребра способны обеспечить не только достаточную прочность, но и пассивную терморегулицию раковины в скальных биотопах леса из-за наличия здесь более разреженного полога у кроны древостоя и меньшей влажности, чем в нескальных биотопах леса. Несмотря на зависимость влажности лесных местообитаний от вертикальной зональности в горной местности и региональных особенностей климата на равнине, влияние территориального фактора на количество ребер в 1 мм (рис. 3—4) вряд ли связано с их ролью лишь в пассивной терморегуляции раковины. Дело в том, что количество ребер в 1 мм, как показывает корреляция (см. выше), зависит как от влажности местообитаний, так и от строения раковины, обусловленного величиной других ее параметров.

Рассматриваемые виды нередко обитают в одном биотопе. Межвидовые отличия раковины способствуют приуроченности к субстратам, разным по величине и высоте[8]. Так, *R. filograna* вследствие минимального размера раковины (т. е. ее высоты) среди рассматриваемых видов (рис. 2—4) передвигается по мелким и низким субстратам (гравий, обломки веток и пр.) со слишком малой вертикальной поверхностью для остальных видов. Если размер раковины одного

---

[6] В отличие от *R. filograna*, *C. orthostoma* обитает в скальном безлесье за пределами Карпат (в частности, на Подольской возвышенности) благодаря максимальной там высоте раковины, причем большей, чем в Карпатах (рис. 2, *А*).

[7] Влага испаряется через поры раковины и за счет капель воды на ее внешней поверхности, а восполняется при выпадении осадков или росы.

[8] Дифференциация субстратов, вероятно, предотвращает межвидовую конкуренцию.

вида приближается к таковому другого, то субстраты отличаются за счет иных особенностей. Так, например, более многооборотная и узкая раковина *B. cana* сильнее связывает этот вид с высокими субстратами, чем более малооборотная и широкая раковина *C. laminata* (рис. 2, *Б*; 4, *Б*). Кроме того, раковина *C. laminata* не варьирует до многооборотной и узкой (как у *B. cana*) вследствие расположения некоторых элементов замыкательного аппарата у рода Cochlodina (Байдашников, 2003). Поэтому *B. cana* перемещается преимущественно по древостою, а *C. laminata* – по поваленным деревьям, т. е. по субстратам с разной протяженностью вертикальных поверхностей. Аналогичную роль в дифференциации субстратов играют параметры раковины, более отличающиеся в общих биотопах среди петрофилов *C. orthostoma*, *R. filograna*, *L. plicata*, чем среди петроксенов *C. laminata*, *M. latestriata* и *B. cana* (рис. 2—4). Так, параметры петрофила *L. plicata* и петроксена *B. cana* имеют близкую величину в не скальных биотопах леса и отличаются в скальных (рис. 4), что в последних способствует ограниченному передвижению этих двух видов по общим для них субстратам. Кроме того, петрофилы используют древесные и скальные субстраты[9], а петроксены занимают только древесные и появляются на поверхности скальных пород лишь при поиске стволов деревьев. Поэтому у петроксенов (вследствие их случайного пребывания среди обилия вертикальных поверхностей скального рельефа) обнаруживается менее отличающаяся величина параметров раковины в биотопическом спектре, чем у петрофилов, активно использующих скальные породы. Если изменчивость раковины считать приспособлением к локальным условиям обитания (см. выше), то можно полагать, что более широкий набор субстратов и вслед за ним спектр биотопов (включающий в себя скальное безлесье) обусловливает большую приспособленность петрофилов, чем петроксенов, к биотопическим особенностям.

Мнение о происхождении наземных моллюсков безлесного ландшафта от лесных предковых форм (Шилейко, 1978) можно распространить также на петробионтных представителей Clausiliidae, множество которых известно из Средиземноморского побережья с безлесным скальным рельефом (Nordsieck, 1979; 1993). Часть рассматриваемых здесь видов является лишь петрофилами, а не петробионтами. Однако особенности обитания петрофилов позволяют полагать, что они могут служить примером начального этапа в эволюции петробионтных форм Clausiliidae. Скальное безлесье возникло местами, в процессе вырубки лесов в историческое время. Вместе с тем петрофилы *C. orthostoma*, *R. filograna* и *L. plicata* обнаружены совместно с нелесными петробионтами других семейств (Chondrinidae, Pyramidulidae) и, следовательно, распространены по скальному безлесью еще с доисторического времени. Наличие здесь петрофилов могло стимулировать отмеченное выше распределение рассматриваемых видов по разным субстратам в сочетании с тем, что явные петробионты отсутствуют среди представителей Clausiliidae на территории от Полесья и северо-восточной части Восточных Карпат до предгорий Крыма. Поэтому внутривидовая изменчивость, приспосабливающая раковину к скальному безлесью, была перспективной при формировании фауны Clausiliidae на указанной территории.

Андриенко Т. Л., Блюм О. Б., Вассер С. П. и др. Природа Украинской ССР. Растительный мир. – Киев : Наук. думка, 1985. – 208 с.

Бабиченко В. Н., Барабаш М. Б., Логинов К. Т. и др. Природа Украинской ССР. Климат. – Киев : Наук. думка, 1984. – 232 с.

Байдашников А. А. Наземные моллюски Закарпатской области и их распространение по основным ландшафтам и растительным сообществам // Тр. ЗИН АН СССР – 1985. – **135**. – С. 44—66.

[9] Рассматриваемые здесь петрофилы не являются кальцефильными и встречаются как по осадочным скальным породам (известняк, песчаник), так и по инрузивным (гранит и другие породы).

Байдашников А. А. Наземная малакофауна Украинского Полесья. Сообщение 1. Видовой состав и связь моллюсков с растительным покровом // Вестн. зоологии. — 1992. — № 4. — С. 13—19.

Байдашников А. А. Морфологические предпосылки стенобионтности Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) // Вестн. зоологии. — 2003. — **37**, № 6. — С. 49—63.

Вальтер Г. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. II. Леса умеренной зоны. — М. : Прогресс, 1974. — 423 с.

Лихарев И. М. Клаузилииды (Clausiliidae). — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. — 318 с. — (Фауна СССР. Моллюски; Т. 3. Вып. 4).

Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea — Л. : Наука, 1978. — 384 с. — (Фауна СССР. Моллюски: Т. 3, вып. 6).

Шнюков Е. Ф., Чекунов А. В., Вялов О. С. и др. Природа Украинской ССР. Геология и полезные ископаемые. — Киев : Наук. думка, 1986. — 184 с.

Увалиева К. К. Наземные моллюски Казахстана и сопредельных территорий. — Алма-Ата : Наука, 1990. — 224 с.

Kemperman Th. C. M. Systematics and evolutionary history of the Albinaria species from the Ionian islands of Kephallinia and Ithaka (Gastopoda Pulmonata: Clausiliidae). Leiden, 1992. — 251 p.

Nordsieck H. Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XXI. Das System der Clausilien, II: Die rezenten europдischen Clausilien // Archiv für Molluskenkunde. — 1979. — **109** (4—6). — S. 249—275.

Nordsieck H. Türkische Clausiliidae, I: Neue Arttaxa des Genus Albinaria Vest in Süd-Anatolien (Gastropoda: Stylommatophora) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. — 1993. — N 499. — S. 1—31.

Szybiak K. Zmienność świdrzyka leśnogo Macrogastra plicatula (Draparnaud, 1801) (Clausiliidae, Gastropoda). — Poznan : Wyd-wo Nauk. Univ. im. Adama Mickiewicza, 1997. — N 24. — S. 1—61.